

## LES AMPHIBIENS ANOURES DE LA FORÊT GUYANAISE (RÉGION DE TROIS SAUTS, GUYANE FRANÇAISE)

Jean LESCURE

Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), Muséum national d'Histoire naturelle, 57 rue Cuvier, 75005 PARIS.

### SUMMARY

It has been claimed that the Andes foot hills in NW Amazonia have the most diverse fauna in south America, or even in the world. As far as Anura are concerned, the French Guyanese forest appears to be almost as species rich as the Ecuadorian Amazonia because of a high proportion of endemics (34 %). Compared with the guyano-amazonian forest, the african rain forest has fewer species. Spatial partitioning within the forest follows approximately the same pattern in both continents, but Africa includes more running water species (Ranidae) and America more terricolous (Leptodactylidae), burrower (Microtylidae) and perhaps tree-dwelling species (Hylidae). Reproductive behaviour is less diversified in Africa, but no viviparous species occurs in South America.

### I. — RICHESSE SPÉCIFIQUE

Pour nous rendre compte de la richesse spécifique en Anoures sylvicoles dans la région guyanaise, nous avons choisi le secteur de Trois Sauts (Guyane française) parce que des récoltes suffisamment exhaustives ont pu y être effectuées. Nous sommes allés à Trois Sauts en janvier 1971, février 1973 (Missions CNRS) et avril 1976 (Mission Muséum) et y avons fait des recherches très fructueuses avec l'aide des Indiens Wayâpis. Nous avons pu aussi y réaliser une minutieuse enquête ethnozoologique sur les Amphibiens dans l'Univers Wayâpi avec les ethnologues P. et F. GRENAND (LESCURE *et al.*, 1980).

Les villages Zidok, Pina et Trois Sauts des Wayâpis sont situés à une altitude de 250 m environ dans la partie orientale des Guyanes sur la rive gauche de l'Oyapock, large encore d'une cinquantaine de mètres, à 60-70 km de la ligne de partage des eaux dite du Tumuc-Humac. Toute la région est recouverte par la forêt primaire, à part les parcelles d'anciens abattis, où la forêt se régénère, et les terrains de culture.

Nous considérons comme Anoures sylvicoles, les espèces vivant dans tous les microbiotopes de la forêt primaire, y compris les lisières au bord d'un fleuve ou d'une rivière, et de la forêt secondaire, très réduite et complètement entourée par la forêt primaire à Trois Sauts. Les espèces récoltées en forêt secondaire sont celles des micromilieux ouverts de la forêt primaire tels que chablis, bords de sentier ou de cours d'eau (criques).

Nous avons pris en compte dans notre liste de la région de Trois Sauts les espèces que nous y avons effectivement récoltées en forêt, trois espèces, *Osteocephalus buckleyi*, *Synapturanus mirandaribeiroi* et *Leptodactylus knudseni*, capturées non loin de là entre Camopi et le village Pina, et sept espèces trouvées en forêt guyanaise à l'est comme à l'ouest de Trois Sauts et qui y sont sûrement présentes: *Adenomera hylaedactyla*, *Lithodytes lineatus*, *Hamptophryne boliviana*, *Eleutherodactylus inguinalis*, *E. gutturalis*, *Adelophryne gutturosa* et *Chiasmocleis hudsoni*. Nous avons compté aussi deux espèces de palmeraies et de bois

## Liste des Anoures sylvicoles de la région de Trois Sauts.

	R	E	H	R
PIPTIDAE				
<i>Pipa pipa</i>	A	aq	es	pha
LEPTODACTYLIDAE				
<i>Adenomera andreae</i>	A	te	li cr	net
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	A	te		net
<i>Ceratophrys cornuta</i>	A	te	ti	aq
<i>Eleutherodactylus chiastonotus</i>	G	te ar	ch li	dd
<i>Eleutherodactylus gutturalis</i>	G	te	li li	dd
<i>Eleutherodactylus inguinalis</i>	G	te	li	dd
<i>Eleutherodactylus marmoratus</i>	E A	te ar	li	dd
<i>Eleutherodactylus zeuctotylus</i>	A	te	ro tr	dd
<i>Eleutherodactylus sp. 1</i>	G	te	li	dd
<i>Leptodactylus mystoceus</i>	A	te	ti	ne
<i>Leptodactylus knudseni</i>	A	te	li tr	ne
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	L	te	li tr	ne
<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	A	te	ti	ne
<i>Leptodactylus rugosus</i>	G	te	ro cr	ne
<i>Leptodactylus stenodema</i>	A	te	tr	ne
<i>Leptodactylus wagneri</i>	L	te	ti	ne
<i>Lithodytes lineatus</i>	A	te	tr	inc
<i>Physalaemus petersi</i>	A O R	sa	es ti	ne
<i>Adelophryne gutturosa</i>	G	te	li	dd ?
DENDROBATIDAE				
<i>Colostethus beebei</i>	G	te	ch li	pht
<i>Colostethus sp. 1</i>	E A	te	li cr	pht
<i>Dendrobates pictus</i>	A	te	li	pht
<i>Dendrobates quinquevittatus</i>	A O R	ar te	ch cr	pht
<i>Dendrobates tinctorius</i>	G	te ar	li	pht
<i>Dendrobates femoralis</i>	A	te	ch li	pht
BUFONIDAE				
<i>Allophryne ruthveni</i>	G	te	ti	aq
<i>Atelopus spumarius hoogmoedi</i>	E A	te	be cr	aq
<i>Bufo guttatus</i>	E A	te	be	aq
<i>Bufo typhonius</i>	A	te	li	aq
<i>Bufo sp. 1 (gr. typhonius)</i>	G	te	li	aq
<i>Dendrophryniscus minutus</i>	A	te	ch	aq

## Légendes:

R, répartition; E, étho-écologie; H, habitat; R, reproduction; A, amazonien; EA, est-amazonien; G, endémique des Guyanes; AOR, amazonien et partie orientale des Guyanes; L, à large distribution; aq, aquatique; te, terrestre; ar, arboricole; sa, semi-aquatique; fo, fouisseur; es, eau stagnante; li, litière; ti, terrain inondable; ch, chablis;

## HYLIDAE

<i>Hyla boans</i>	L	ar	ab be	as
<i>Hyla cf boesemani</i>	G	ar	vb ti	aq
<i>Hyla brevifrons</i>	A O R	ar	ti	ae
<i>Hyla calcarata</i>	A	ar	be	aq
<i>Hyla dentex</i>	G	ar		inc
<i>Hyla fasciata</i>	A	ar	be	aq
<i>Hyla geographica</i>	A	ar	be	aq
<i>Hyla granosa</i>	A	ar	vb ti	aq
<i>Hyla leucophyllata</i>	A	ar	vb ti	ae
<i>Hyla multifasciata</i>	E A	ar	ti	aq
<i>Hyla ornaticissima</i>	G	ar	be ti	inc
<i>Hyla proboscidea</i>	G	ar	be ti	ae
<i>Hyla sp. 1</i>	G	ar	ca	inc
<i>Hyla sp. 2</i>	G	ar	ti	inc
<i>Hyla sp. 3</i>	G	ar		inc
<i>Hyla sp. 4 (gr rubra)</i>	G	ar	ti	aq
<i>Osteocephalus buchleyi</i>	A	ar	ab	aq
<i>Osteocephalus leporicuri</i>	A	ar	ab	aq
<i>Osteocephalus taurinus</i>	A	ar	ab	aq
<i>Osteocephalus sp. 1</i>	E A	ar		as
<i>Phyllomedusa bicolor</i>	A	ar	ca	ae
<i>Phyllomedusa tomopterna</i>	A	ar	ab ca	ae
<i>Phyllomedusa vaillantii</i>	A	ar	ab ca	ae
<i>Phrynohias resinificatrix</i>	E A	ar	ca	as
<i>Phrynohias venulosa</i>	L	ar	ab be	aq

## CENTROLENIDES

<i>Centrolenella taylori</i>	G	ar	ab be	ae
<i>Centrolenella oyampiensis</i>	G	ar	ab be	ae

## MICROHYLIDES

<i>Chiasmocleis shudikarensis</i>	E A	fo	li	aq
<i>Chiasmocleis hudsoni</i>	G	fo	li	inc
<i>Hemiphrone boliviana</i>	A	fo	li	aq
<i>Otophryne robusta</i>	G	fo	ro cr	inc
<i>Synapturanus mirandaribeiroi</i>	G	fo	li	tt

## RANIDES

<i>Rana palmipes</i>	L	saq	be	aq
----------------------	---	-----	----	----

ll, lisière et layon; tr, terrier; ro, cavité sous roche; vb, végétation basse; ab, arbre; ca, canopé; be, berge de rivière et fleuve; cr, crique et abords; aq, aquatique; as, dans un milieu aquatique spécial; ae, au-dessus du sol; ne, dans un nid d'écume; net, nid d'écume terrestre; tt, dans le sol avec têtards terrestres; dd, développement direct; pha, phorésie en milieu aquatique; pht, phorésie en milieu terrestre; inc, inconnue.

marécageux de la zone côtière. *Phrynosia venulosa* et *Hyla multifasciata*, formellement reconnues par les Wayapi comme existantes à Trois Sauts mais qui y sont très rares (LESCURE *et al.*, 1980). Ces deux Rainettes vivent dans les arbres et le rideau de végétation au bord de l'Oyapock, ce sont donc des espèces de forêt secondaire qui pénètrent en lisière de forêt primaire en longeant les rives des fleuves.

D'autres espèces comme *Hyla calcarata*, *H. fasciata* et *H. geographica* vivent aussi dans le rideau de végétation au bord de l'Oyapock, mais je les ai capturées également à plusieurs reprises le long des plus petits cours d'eau, les criques, en pleine forêt. Le cas d'*Hyla leucophyllata* est plus complexe : je l'ai trouvée à Trois Sauts et au village Pina sur des plantes herbacées héliophiles ou des buissons dans ou au bord des mares situées en forêt mais qui ne sont pas surmontées d'une voûte de végétation, non loin des berges de l'Oyapock. DUELLMAN (1978) dit l'avoir rencontrée en forêt secondaire et HOOGMOED (1979) la considère comme une espèce de forêt ou de lisière. Nous n'avons pas compté dans les espèces forestières les espèces anthropophiles, *Bufo marinus* et *Hyla rubra*, que l'on ne voit jamais en forêt mais dans les cours de villages et les cases.

Toutes les espèces d'Anoues de la forêt guyanaise ne sont pas présentes à Trois Sauts. Cette localité, bien que très représentative de ce milieu, est située biogéographiquement dans l'intérieur des Guyanes et dans sa partie orientale. Une espèce de la forêt subcôtière de la Guyane française et de l'Amapa comme *Atelopus flavescens* n'y est pas mais elle y est remplacée par son espèce vicariante, *Atelopus spumarius* Hoogmoedi.

Les espèces guyanaises de forêt d'altitude existant seulement dans l'ouest des Guyanes (Mt. Roraima, Tepuis du sud du Venezuela, Mt. Kanaima en Guyana), celles qui sont endémiques de la forêt basse sont presque toutes dans le Haut-Oyapock, excepté quelques espèces inféodées uniquement aux zones occidentales et centrales des Guyanes et celles à aires très restreintes. Ainsi, je n'ai pas trouvé *Colostethus degranvillei* dans la région de Trois Sauts alors que j'ai parcouru son biotope, notamment sur les pentes de la montagne Saint Marcel, que je l'ai récolté à Saül, Roura, Cacao, au mont Attachi-Bacca et qu'HOOGMOED (comm. pers.) l'a trouvé au Surinam. C'est peut-être une espèce de la zone centrale des Guyanes car il n'a pas été signalé en Amapa. Les espèces à aires réduites sont par exemple : *Dendrobates azureus*, une forme vicariante de *D. tinctorius*, limitée aux parcelles de forêt isolées au milieu de la savane de Sipaliwini (Surinam), *Phyllobates pulchripectus*, connu seulement de Serra do Navio (Amapa) mais qui pourrait exister à Trois Sauts.

Trois espèces amazoniennes, *Dendrobates quinquevittatus*, *Hyla brevifrons* et *Physalaemus petersi*, atteignent la partie orientale des Guyanes, dont Trois Sauts, mais sont absentes de l'ouest de la Guyane française, du Surinam et de Guyana (LESCURE, 1975).

Sur les 65 espèces d'Anoues sylvoles, regroupées dans 25 genres et 8 familles, présentes à Trois Sauts, 22 (34 %) sont endémiques des Guyanes, 9 (14 %) sont connues des Guyanes et de l'est amazonien, 29 (44 %) sont amazoniennes mais trois d'entre elles occupent seulement la partie orientale des Guyanes, et 5 (8 %) sont largement distribuées dans l'Amérique tropicale. La forte proportion d'espèces endémiques prouve l'existence d'un centre de spéciation guyanais, qui a dû fonctionner lors des phases de climat sec dans un refuge forestier situé en grande partie dans la sous-région orientale des Guyanes (LESCURE, 1977; DESCAMPS *et al.*, 1978)<sup>1</sup>. Ce centre fut sans doute le plus important du complexe guyano-amazonien après celui des contreforts des Andes en Amazonie équatorienne.

On a affirmé volontiers que cette région des contreforts des Andes était de loin la plus riche en espèces de l'Amérique du Sud. Les résultats de nos recherches en Guyane nous incitent à minimiser de tels propos pour les Anoues sylvoles lorsqu'ils sont comparés aux récoltes exhaustives de DUELLMAN (1978) à Santa Cecilia, une localité située à une altitude de 340 m et à 40 km des Andes dans la province du Napo en Equateur. 87 espèces d'Anoues ont été capturées à Santa Cecilia, or 14 d'entre elles n'ont pas été trouvées en forêt mais dans des milieux ouverts : savanes anthropiques, marécages herbacés, bras morts de rivière («lagos»), des biotopes équivalents aux savanes et aux marécages de la côte guyanaise. Mon expérience de la plupart des espèces vivant à Santa Cecilia, grâce à nos missions CNRS en Amazonie colombienne, péruvienne et brésilienne ainsi que les commentaires de DUELLMAN (1978) m'ont permis de distinguer les espèces forestières

<sup>1</sup> Nous entendons la région guyanaise au sens de ces auteurs ou même de BOYÉ et RÉAUD (1979), mais non d'HOOGMOED (1979).

de cette région selon les critères utilisés pour les espèces guyanaïses.

73 espèces sylvicoles, classées dans 27 genres et 8 familles, existent à Santa Cecilia, soit 8 seulement de plus qu'à Trois Sauts (cf. Tableau I). Il y a 20 genres et 30 espèces, dont les 5 à vaste distribution, communs aux deux localités. Les genres présents seulement autour de Trois Sauts sont: *Allophryne*, *Adelophryne*, *Atelopus*, *Otophryne* et *Synapturanus*; ceux propres à Santa Cecilia sont: *Edalorhina*, *Ischnocnema*, *Vanzolinius*, *Hemiphractus*, *Nietymantis*, *Ctenophryne* et *Syncope*. Si on applique la formule de DUELLMAN (1966) calculant l'indice de similitude faunistique entre deux localités, on a:  $FRF = 2C / N_1 + N_2 = 0,43$ , C étant le nombre d'espèces communes aux deux localités,  $N_1$  et  $N_2$  le nombre d'espèces dans chacune des deux localités (FRF: Faunal Ressemblance Factors).

Le tableau I indiquant le nombre d'espèces sylvicoles par famille à Trois Sauts et à Santa Cecilia nous montre qu'ils sont voisins dans les deux contrées, excepté chez les Leptodactylidés: 29 à Santa Cecilia et 19 à Trois Sauts. Cette différence est due aux *Eleutherodactylus*: 16 espèces à Santa Cecilia et 6 à Trois Sauts. Pourquoi un tel écart? Suivant LYNCH (1980) le nombre d'espèces d'*Eleutherodactylus*, un genre qui s'est beaucoup diversifié dans les Andes grâce à son développement direct, va en diminuant d'ouest en est de l'Amazonie. Nous-même en avons encore récolté 11 espèces à Colonia, au nord de Pebas dans le centre du nord-ouest de l'Amazonie (LYNCH et LESCURE, 1980), mais il n'en existe plus que 2 ou 3 espèces dans la région de Manaus. Le plus grand nombre d'*Eleutherodactylus* est donc la seule cause de la richesse un peu plus élevée en espèces d'Anoures sylvicoles à l'extrême nord-ouest de l'Amazonie par rapport à la région guyanaïse.

On dit volontiers que la faune d'Amérique du Sud est plus riche que celle d'Afrique tropicale. Si on considère les Anoures des forêts en dessous de 1000 m, cette affirmation s'avère exacte: vis-à-vis des 73 espèces de Santa Cecilia et des 65 de Trois Sauts, on ne compte que 51 espèces dans le massif de Yaoundé, 55 à Nkongsamba et 42 dans le sud-est, au Cameroun (AMIET, 1985), 45 dans les régions de Makokou et M'Passa au Gabon (BROSSET et KNOEPFFLER, comm. pers.), 45 dans la forêt Thai en Côte d'Ivoire (MORÈRE, comm. pers.) et 3 dans la région du Mont Nimba en Guinée (LAMOTTE, comm. pers.; cf. Tableau II). Le nombre de collecteurs et le temps de récolte ayant été moins importants dans certains secteurs africains qu'en Amérique du Sud, il est possible que quelques espèces y soient encore trouvées. Cela n'infirme en rien la différence très significative entre le nombre d'espèces d'Anoures sylvicoles en Amérique et en Afrique tropicales.

Huit familles d'Anoures sont présentes dans la région de Trois Sauts et à Santa Cecilia sur les onze d'Amérique du Sud: les Pipidés, les Leptodactylidés, les Dendrobatidés (ou Phyllobatidés), les Bufonidés, les Hylidés, les Centrolenidés, les Microhylidés et les Ranidés. Quatre sont communes à l'Amérique du Sud et à l'Afrique tropicale: les Pipidés, les Bufonidés, les Ranidés et les Microhylidés; à l'exception de la dernière, elles existent dans les forêts du Gabon, du Cameroun ou de Côte d'Ivoire, en compagnie des Hyperoliidés et des Hemisidés.

TABLEAU I.— Nombre d'espèces d'Anoures sylvicoles à Trois Sauts (Guyane française) et à Santa Cecilia (Equateur).

	Trois Sauts	Santa Cecilia
Pipidés	1	1
Leptodactylidés	19	29
Dendrobatidés	6	5
Bufonidés	6	3
Hylidés	25	26
Centrolenidés	2	2
Microhylidés	5	6
Ranidés	1	1
Total	65	73

Les Pipidés sont une famille très ancienne, commune aux seules régions tropicales de l'Afrique et de l'Amérique du Sud. Les Bufonidés, notamment le genre *Bufo*, terrestre et venimeux, sont originaires de la partie américaine du Gondwana avant la séparation de l'Amérique et de l'Afrique; ils ont envahi le monde entier excepté Madagascar et les contrées à l'est de la ligne Wallace. Les Microhylidés, dont beaucoup sont fousseurs, se sont répartis dans toutes les régions tropicales du monde à partir de la zone équatoriale du Gondwana, peut-être de l'Inde (LAURENT, 1979), ils n'ont pas pénétré dans les forêts d'Afrique équatoriale et occidentale mais ils sont dans les forêts d'altitude de Tanzanie. Les Ranidés, qui comprennent maintenant les Rhacophorinés (LAURENT, 1979), et en particulier le genre *Rana*, ont surgi en Asie et ont envahi l'Afrique, l'Eurasie, l'Amérique du Nord et ne sont parvenus en Amérique du Sud qu'après la formation de l'isthme de Panama où ils ne sont représentés que par une seule espèce, *Rana palmipes*. Les Hyliidés, nés en Amérique du Sud, s'y sont largement diversifiés, ont pénétré en Amérique du Nord, en Eurasie et ont pu atteindre l'Afrique du Nord, ils semblent n'avoir jamais pris pied en Afrique subsaharienne, soit parce qu'ils sont assez récents, soit parce que d'autres Rainettes, des Hyperoliidés et des Rhacophorinés, y vivaient et leur en interdisaient l'accès écologique (LAURENT, 1979). Les Hyperoliidés, les Anoures les plus nombreux en Afrique avec les

TABLEAU II. — Nombre d'Anoures sylvoles dans différentes régions d'Amérique et d'Afrique tropicales.

Régions	Familles	Genres	Espèces
Trois Sauts (Guyane française)	8	25	65
Santa Cecilia (Equateur)	8	27	72
Yaoundé (Cameroun)	4	21	51
Nkongsamba (Cameroun)	4	24	55
Bassin de l'Ivindo (Gabon)	4	20	45
Forêt Thai (Côte d'Ivoire)	4	15	45
Forêt Mt-Nimba (Guinée)	5	19	50

Ranidés, constituent une famille essentiellement africaine, mais avec un genre aux Seychelles et quelques espèces à Madagascar. Les Hemisidés sont une petite famille du complexe ranôide qui a un seul genre, *Hemisus*: ces petits Batraciens fousseurs sont propres à l'Afrique subsaharienne comme les Hyperoliidés. Les Dendrobatidés (ou Phyllobatidés), les Leptodactylidés *sensu stricto* et les Centrolenidés sont des familles exclusivement néotropicales.

## II. — PARTAGE DE L'ESPACE FORESTIER PAR LES AMPHIBIENS

Les Amphibiens adultes, qui ne séjournent pas continuellement dans l'eau ou qui n'en sont pas totalement affranchis pour se reproduire, occupent deux espaces bien distincts au cours de leur cycle annuel: le point d'eau où ils se reproduisent et le biotope non aquatique mais humide où ils vivent le reste du temps, d'où l'importance, pour ces vertébrés, des milieux aquatiques courant ou stagnant et de leurs abords.

Dans la forêt guyanaise de l'intérieur, les berges des fleuves et des rivières sont habitées par 13 espèces dont 9 arboricoles, les terrains inondables, derrière ces berges, le sont par 11 espèces, leurs cordons de flaques et de mares temporaires étant aussi des lieux de prédilection pour la reproduction de beaucoup d'autres Anoures.

La forêt de terre ferme est une mosaïque de microbiotopes peuplés par des communautés particulières d'Anoures: les chablis (6 sp.), les lisières et les layons (5 sp.), les terriers (5 sp.), les cavités sous les roches (2 sp.), la litière (10 sp.), la couche superficielle du sol (6 sp.), les bords des criques (5 sp.), les mares (3 sp.), la

végétation arborée de leur bordure (3 sp.), les bas-fonds marécageux (5 sp. dont 3 Rainettes arboricoles) et les arbres (8 sp.). Il n'y a pas d'espèce d'eau courante dans les petites rivières mais on peut trouver quelques espèces dans les flaques d'eau des ruisseaux ou criques telles qu'*Adenomera andreae* et *Leptodactylus wagneri*.

Parmi les arboricoles de Guyane, quatre espèces sont toujours entendues dans la canopée, elles ne descendent pas dans les points d'eau pour pondre: *Phrynohyla resinifictrix* et *Osteocephalus* sp. se reproduisent dans les collections d'eau en haut des arbres ou dans les troncs creux, *Phyllomedusa bicolor* pond sur des feuilles au-dessus de l'eau, la quatrième espèce n'a pas encore été capturée, elle se reproduit en haut des arbres.

### III. — COMPORTEMENTS LIÉS À LA REPRODUCTION

A mesure que s'accroît notre connaissance des Anoures des régions tropicales humides, il apparaît que dans un nombre de plus en plus élevé d'espèces, le cycle vital tend à se dégager de la nécessité d'un milieu aquatique pour la reproduction et le développement. Cette tendance se manifeste par un ensemble d'adaptations des plus variées et des plus étendues. Nous avons fait récemment une revue de ces modes particuliers de reproduction chez les Anoures (LAMOTTE et LESCURE, 1977). Notre intention n'est pas de décrire à nouveau ces tendances à s'affranchir du milieu aquatique, mais d'en évaluer l'importance dans des milieux comme la forêt du complexe guyano-amazonien et de constater les différences de comportements liés à la reproduction entre les Anoures sylvoles américains et africains.

A Trois Sauts, on connaît les modes de reproduction de 57 espèces sur les 65 inventoriées: 36 d'entre elles, soit 63 %, se reproduisent d'une manière particulière, 21, soit 37 %, ont une reproduction aquatique «classique».

Certains Anoures se développent encore entièrement dans l'eau, mais ils se sont adaptés à des milieux aquatiques spéciaux. C'est un premier pas, encore timide, vers l'affranchissement des milieux aquatiques habituels. *Hyla boans* pond dans l'eau de petits bassins isolés et construits au bord des rivières et des fleuves quand des bancs de sable y affleurent vers la fin de la saison sèche. Il n'y a pas de ponte équivalente en Afrique. *Phrynohyla resinifictrix* et *Osteocephalus* sp. I pondent dans des collections d'eau retenues dans des anciens nids d'Hyménoptères, des nœuds de grosses branches ou des troncs creux d'arbre dont le bois est imperméable ou résineux comme chez les Bursériacées. Il existe aussi des pontes dans des collections d'eau suspendues en haut des arbres en Afrique chez des *Nectophryne* et des *Hyperolius* (AMBIET, 1985).

Un groupe d'espèces, qui vivent dans la végétation herbacée ou arborée des mares et des terrains inondables, ont une ponte aérienne, les couples ne vont pas dans l'eau. Les *Hyla leucophyllata* disposent ainsi leur ponte gluante sur des plantes, généralement herbacées, à 20 ou 50 cm au-dessus de l'eau, les stades larvaires sont entièrement aquatiques: les têtards à branchies externes ou même les œufs tombent dans l'eau plus ou moins rapidement après la ponte, souvent sous l'action de la pluie. J'ai vu *Hyla brevifrons* se reproduire à côté d'*Hyla leucophyllata*, mais sa ponte également gluante est attachée à des branches ou à l'extrémité des feuilles à 1, 2 et même 3 m au-dessus de l'eau; il y a quelquefois un commencement de développement larvaire à l'intérieur de l'œuf car celui-ci peut éclore six jours après la fécondation.

Les *Centrolenella* pondent sous des feuilles au-dessus des rivières, j'en ai trouvé le long de la Crique Eleuposign; les larves qui ont une réserve vitelline importante vivent durant deux semaines à l'intérieur de l'œuf et sont gardées par leur père: leurs longues branchies internes disparaissent avant l'éclosion et la chute dans l'eau du têtard rhéophile et pisciforme.

Les pontes aériennes avec des premiers stades larvaires aquatiques ou non ne sont pas rares en Afrique. Il semble bien que des *Hyperolius* et des *Afraxalus* sylvoles se reproduisent ainsi. *Acanthixalus spinosus* a même une ponte déposée au-dessus d'une collection d'eau contenue dans un trou d'arbre ou une souche creuse.

Comme tous les Phyllomedusins, les trois *Phyllomedusa* de Trois Sauts pondent dans des nids de feuille

situées, selon mes observations, de 0,5 m à 15 m au-dessus de l'eau. A l'éclosion, après environ une semaine, les têtards oranges, dont les longues branchies externes ont presque entièrement régressé, glissent le long de la feuille et tombent par paquets dans l'eau (LESCURE, 1975). *Phrynodon sandersoni* du Cameroun a aussi une ponte aérienne sur des feuilles, mais le têtard après éclosion ne va pas à l'eau, il vit sur ses réserves vitellines jusqu'à la métamorphose (développement semi-direct d'AMJET, 1981).

Les *Chiromantis* pondent à peu près de la même manière que les *Phyllomedusa* mais leurs œufs sont disposés dans un nid d'écume, collé sur une ou plusieurs feuilles à l'aplomb d'une mare ou d'un simple trou d'eau. En Amérique, il n'y a pas de pontes dans des nids d'écume au-dessus de l'eau mais à la surface, au bord, à côté, et loin de l'eau chez divers Leptodactylidés. A Trois Sauts, *Leptodactylus pentadactylus* et *L. mystaceus* pondent dans les terrains inondables dès les premières grandes pluies, l'eau envahit peu à peu les petites excavations où sont déposées les nids d'écume, à ce moment-là les têtards qui vivent au fond de leur nid mangent l'écume. Les *Adenomera* se reproduisent loin de l'eau, leurs têtards restent dans le petit nid d'écume situé sous terre jusqu'à la métamorphose, de telle sorte qu'il n'y a plus de têtard aquatique.

A Trois Sauts, certains Anoures ont une ponte terrestre, sur ou dans le sol. Nous présumons raisonnablement que *Synapturanus mirandaribeiroi* se reproduit comme l'espèce qui lui est très proche, *S. salsert*, c'est-à-dire qu'après une éclosion tardive, la larve vit sous terre jusqu'à sa métamorphose, à moins qu'elle passe toute sa vie dans l'œuf. Les *Eleutherodactylus* pondent hors de l'eau et se développent entièrement à l'intérieur de l'œuf: il n'y a plus de stade «têtard» libre. Ce développement direct existe aussi chez les *Arthroleptis* d'Afrique qui représentent un des cas les plus remarquables de convergence entre des Anoures africains et américains, en l'occurrence les *Eleutherodactylus*, par leur mode de reproduction, leur niche écologique et leur coloration. Cependant les *Eleutherodactylus* gardent et prennent soin de leur ponte, les *Arthroleptis* ne le font pas, peut-être parce qu'ils pondent davantage dans le sol que sur le sol.

Des Anoures ont des particularités biologiques qui peuvent modifier profondément les conditions des premières phases de développement: les œufs ou les têtards sont portés par un parent (*phorésie*). Les Dendrobatidés pondent sur le sol ou dans la végétation, la ponte est gardée par un parent; après une dizaine de jours se produit l'éclosion suivie aussitôt de la montée d'un ou plusieurs têtards sur le dos du parent, qui les transporte quelques jours avant de les déposer dans des petites pièces d'eau. *Dendrobates quinquevittatus* est le seul cas connu actuellement d'une ponte de Dendrobatidé redevenue aquatique, dans de toutes petites collections d'eau à la base des Broméliaciées; à l'éclosion les têtards sortent de l'eau et montent sur le dos du père, qui les garde environ 48 h et les dépose ensuite un à un dans d'autres collections d'eau (LESCURE et BECHTER, 1982).

Les têtards de Dendrobatidés séjournent plus ou moins longtemps sur le dos de leur parent, nous avons découvert que ceux de *Colostethus degranvillei* restent jusqu'à la métamorphose sur le dos de leur père et peuvent y vivre grâce à d'abondantes réserves vitellines. C'est le premier cas connu d'un Dendrobatidé passant toute sa vie de têtard sur le dos d'un parent.

Le mode de phorésie adopté par *Pipa pipa*, une espèce entièrement aquatique des mares de la forêt ou des marécages côtiers, est particulièrement original. Les œufs sont incrustés dans la peau dorsale de la mère et y sont incubés jusqu'à la métamorphose. *Hemiphysalis proboscideus* de Santa Cecilia porte ses œufs à développement direct sur son dos.

Il n'y a pas de cas de phorésie en Afrique continentale, seuls les Sooglossidés des îles Seychelles ont une reproduction analogue à celle des Dendrobatidés, le têtard séjourne sur le dos jusqu'à la métamorphose comme *Colostethus degranvillei*.

On ne connaît pas chez les Anoures sylvoicoles d'Amérique du Sud les phénomènes d'ovoviviparité et de viviparité comme chez les *Nectophrynoïdes* d'Afrique, dont le vivipare *N. liberiensis* de la forêt d'altitude du Mont Nimba au Liberia (XAVIER, 1978) ainsi que les ovovivipares *N. vivipara* des Monts Uluguru et *N. tornieri* des Monts Usambara en Tanzanie. En Amérique, on a seulement signalé l'ovoviviparité chez un *Eleutherodactylus* des Montagnes de Porto-Rico.



A Santa Cecilia, la reproduction des Anoures sylvoles, qui est connue chez 70 des 73 espèces inventoriées, est plus ou moins hors de l'eau pour 46 d'entre elles, soit 65 %, et entièrement aquatique pour 24, soit 35 %. Dix-huit espèces ont un développement direct : les 16 *Eleutherodactylus*, l'*Ischnocnema quixensis*, dont nous présumons qu'il se reproduit de la même manière que les autres *Eleutherodactylini*, et *Hemiphractus proboscideus* qui porte ses œufs sur son dos jusqu'à l'éclosion des métamorphosés (un autre cas de phorésie) (CRUMP, 1974).

Malgré le manque de données numériques pour la forêt africaine, il semble bien que les modes particuliers de reproduction y soient moins diversifiés et moins nombreux qu'en Amérique. Les pontes dans des collections suspendues, au-dessus de l'eau, sur ou dans le sol, à développement direct ou semi-direct y paraissent aussi fréquentes mais il n'existe pas de nids d'écume flottants ou terrestres et de comportements de phorésie.

#### CONCLUSION

On a dit que la région des contreforts des Andes au nord-ouest de l'Amazonie était de loin la plus riche en espèces animales de l'Amérique du Sud et peut-être du monde. Nous devons constater que, pour les Anoures, la forêt guyanaise est presque aussi riche en espèces que celle de l'Amazonie équatorienne à cause de sa forte proportion d'endémiques. La forêt tropicale humide africaine est moins riche en espèces d'Anoures que celle du complexe guyano-amazonien. Le partage de l'espace forestier s'effectue à peu près de la même manière sur les deux continents, mais l'Afrique a davantage d'espèces d'eau courante (Ranidés) et l'Amérique de formes terricoles (Leptoactylidés), fouisseurs (Microhylidés) et, peut-être, arboricoles spécialisées (Hylidés). Les comportements particuliers de reproduction sont moins diversifiés et moins nombreux en Afrique qu'en Amérique mais on ne connaît pas sur ce continent d'Anoures vivipare.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AMIET (J. L.), 1981. — Ecologie, éthologie et développement de *Phrynodon sandersoni* Parker (Amphibia, Anura, Ranidae). *Amphibia-Reptilia*, 2, 1-13.
- 1985. — La batrachofaune sylvoicole d'un secteur forestier du Cameroun : la région de Yaoundé. (ce volume).
- CRUMP (M. L.), 1974. — Reproductive strategies in a tropical Anuran community. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, 61, 1-68.
- BOYÉ (M.) et RÉAUD (G.), 1979. — La Guyane in Atlas des départements français d'Outre Mer, IV. La Guyane, pl. 1 et 2.
- DESCAMPS (M.), GASC (J. P.), LESCURE (J.) et SASTRE (C.), 1978 (1976). — Etude des Ecosystèmes guyanais. II. Données biogéographiques sur la partie orientale des Guyanes. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 467, 55-82.
- DUCELLMAN (W. E.), 1965. — A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacan Mexico. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.*, 15, 627-709.
- 1978. — The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.*, 65, 1-352.
- HOOGMOED (M. S.), 1979. — The herpetofauna of the Guyanan region in DUELLMAN (W. E.), ed. The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 7, 241-279.
- LAMOTTE (M.) et LESCURE (J.), 1977. — Tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les Amphibiens Anoures. *Terre Vie*, 31, 225-312.
- LAURENT (R. F.), 1979. — Esquisse d'une phylogénèse des Anoures. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 104, 397-422.
- sous presse. — Systématique et répartition géographique. In P. P. GRASSE, ed., *Traité de Zoologie*, XIV, Amphibiens, fasc. A., Paris, Masson.

- LESCURE (J.), 1975 a. — Biogéographie et écologie des Amphibiens de Guyane française. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 440, 68-82.
- 1975 b. — Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française. IV. Reproduction de *Phyllomedusa tomaterna* (Cope) (Hylidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 100, 117-125.
- 1977. — Diversité des influences biogéographiques chez les Amphibiens de la région guyanaise. In R. DESCIMON, ed., Biogéographie et Evolution en Amérique tropicale. *Publ. Labo E.N.S.*, 9, 53-65.
- LESCURE (J.) et BECHTER (R.), 1982. — Le comportement de reproduction en captivité et le polymorphisme de *Dendrobates quinquevittatus* Steindachner (Amphibia, Anura, Dendrobatidae). *Rev. fr. Aquariol.*, 8, 107-118.
- LESCURE (J.), GRENAND (F.) et GRENAND (P.), 1980. — Les Amphibiens dans l'Univers Wayâpi. *Journ. Agric. Trad. Bot. Appl.*, 27, 248-261.
- LYNCH (J. D.), 1980. — A taxonomic and distributional synopsis of the Amazonian Frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Am. Mus. Novit.*, 2696, 1-24.
- LYNCH (J. D.) et LESCURE (J.), 1980. — A collection of eleutherodactyline frogs from Northeastern Peru with the descriptions of two new species (Amphibia, Salientia, Leptodactylidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 4<sup>e</sup> sér., 2, sect. A, 1, 303-316.
- XAVIER (F.), 1978. — Une espèce nouvelle de *Nectophrynoïdes* (Anoure, Bufonidé) des Monts Nimba, *N. liberiensis* n. sp. I. Description de l'espèce. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103, 431-441.